リンゴ，ナシ，モモ及びブドウの葉の純光合成速度とその関連要素について

熊代克巳・千葉直史*・塚原卓郎**
信州大学農学部　園芸生産利用学講座

Net Photosynthesis Rate and Related Factors in Leaves of Apples, Japanese Pears, Pears, Peaches and Grapes

Katsumi KUMASHIRO, Naochika CHIBA and Takurō TSUKAHARA
Laboratory of Pomology, Faculty of Agriculture, Shinshu University

1. At photon flux density above saturation point, relationships among net photosynthesis rate (Pn), air temperature in the leaf chamber (t_c), leaf temperature (t_l), relative humidity in the leaf chamber (h_c), transpiration rate (E), stomatal conductance (g_s), intercellular CO_2 concentration (Ci), mesophyll conductance (g_m), and water use efficiency (WUE, Pn・E^{-1}) were studied in the leaves of "Fuji" apple, "Kōsui" Japanese pear, "Ōkubo" peach, and "Niagara" grape.

There was found a highly positive correlation between g_s and Pn. In addition, there was found a positive correlation in respective combinations between h_c and Pn, E and Pn, g_m and Pn. Although there was found a lower correlation between t_c and Pn, and t_l and Pn, Pn decreased rapidly at t_c above 29°C or t_l above 31°C as temperature rises.

There was found a positive correlation between WUE and Pn only in "Fuji" apple, but there was found a highly negative correlation between t_c and WUE in the 4 cultivars.

2. At the conditions of photon flux density above saturation point, and of t_c of 25～29°C, Pn, E, g_s and WUE were compared among the leaves of 18 cultivars of apples, Japanese pears, pears, peaches, and grapes.

Pn of the cultivars varied from 13.7 to 16.7 μmol・m^{-2}・s^{-1}. According to a rough estimation, Pn was higher in the following order ; apples, pears, Japanese pears, peaches, and grapes. There was no significant difference in E, g_s and WUE of the cultivars.

(Jour. Fac. Agric. Shinshu Univ. 27 : 15-26, 1990)

* 現長野県下伊那農業高校
** 現山梨県峡中農業改良普及所
1990年４月28日　受付

摘　　要

1．飽和点以上の光量下で測定した場合の，リンゴ「ふじ」，ニホンナシ「幸水」，モモ「大久保」及びブドウ「ナイヤガラ」の葉の純光合成速度と，同化箱内気温，葉温，同化箱内湿度，蒸散速度，気孔伝導度，葉内CO_2濃度，葉肉伝導度（純光合成速度／葉内CO_2濃度）及び水利用効率（純光合成速度／蒸散速度）との相関を求めた。

4品種とも，気孔伝導度と純光合成速度との間には高い正の相関が認められ，湿度及び蒸散速度と純光合成速度との間にも正の相関が認められた。

気温及び葉温と純光合成速度との相関は低かったが，4品種とも，気温が約29°Cあるいは葉温が約31°Cを越えると，温度の上昇とともに純光合成速度が急低下する傾向が認められた。

葉肉伝導度と純光合成速度との間には，4品種とも，高い正の相関が認められた。水利用効率と光合成速度との間には，「ふじ」においてだけ正の相関が認められた。そして，気温と水利用効率との間には，4品種とも，高い負の相関が認められた。

2．飽和点以上の光量及び気温が約25〜29°Cの条件下で，リンゴ，ニホンナシ，セイヨウナシ，モモ及びブドウの合計18品種について，純光合成速度，蒸散速度，気孔伝導度及び水利用効率を比較した。

18品種の純光合成速度は，13.7〜16.7 μmol・m^{-2}・s^{-1}（21.7〜26.5 mg・dm^{-2}・hr^{-1}）の範囲にあり，種類間の順位は高いほうからほぼ，リンゴ，セイヨウナシ，ニホンナシ，モモそしてブドウの順であった。

蒸散速度，気孔伝導度及び水利用効率は，種類・品種間に有意差は認められなかった。

緒　　言

筆者らはさきに，ADC社製携帯型光合成・蒸散測定装置を用いて，数種の果樹葉について圃場条件下で，純光合成及び蒸散速度の光量との関係，日変化及び季節的変化について報告した[14]。今回は，同一装置を用いて測定した場合の，純光合成速度と光量以外の関連要素との関係について報告するとともに，光量及び気温が光合成にほぼ好適であると思われる条件下で測定した，リンゴ，ナシ，モモ及びブドウの主要品種の純光合成速度，蒸散速度，気孔伝導度及び水利用効率について報告する。

材料及び方法

純光合成速度（Pn）と，同化箱内気温（t_c，以下気温と略称），葉温（t_l），同化箱内相対湿度（h_c，以下湿度と略称），蒸散速度（E），気孔伝導度（g_s），葉内CO_2濃度（Ci），葉肉伝導度（g_m）及び水利用効率（WUE）との関係を調べるためのデータは，前報[14]で報告した日変化の測定データのうち，光量が飽和点よりも高い1,500 μE・m^{-2}・s^{-1}以上のものを用いた。葉肉伝導度は純光合成速度／葉内CO_2濃度から，水利用効率は純光合成速度／蒸散速度から求めた[17]。

リンゴ，ニホンナシ，セイヨウナシ，モモ及びブドウの合計18品種の純光合成速度，蒸散

速度，気孔伝導度及び水利用効率の測定は，信州大学農学部附属農場で栽培されている木について，1987及び1988年の７～９月の午前８～10時に，光量1,500 μE・m^{-2}・s^{-1}以上，そして気温25～29°Cの条件下で行った。流量は前報と同様に350 ml・min^{-1}として，１品種の測定葉数は約20枚ずつとした。

結　　果

リンゴ「ふじ」における気温，葉温，湿度，蒸散速度及び気孔伝導度と純光合成速度との関係は，第１図に示すとおりであった。気温と純光合成速度との間には低い負の相関があり，葉温と純光合成速度との間にはそれよりもやや高い負の相関が認められた。とくに，気温が29°Cあるいは葉温が31°Cを越えた場合には純光合成速度が急低下する傾向が認められた。湿度，蒸散速度及び気孔伝導度と純光合成速度との間にはともに正の相関が認められ，とくに湿度及び気孔伝導度と純光合成速度との相関はきわめて高かった。

ニホンナシ「幸水」における結果は，第２図に示すとおりであった。気温及び葉温と純光合成速度との間には相関は認められなかったが，気温が30°Cあるいは葉温が32°Cを越えた場合には，純光合成速度が急低下する傾向が認められた。湿度及び気孔伝導度と純光合成速度との間にはかなり高い正の相関が認められた。蒸散速度と純光合成速度との間には低い正の相関が認められた。

モモ「大久保」における結果は，第３図に示すとおりであった。気温と純光合成速度との間には相関は認められず，葉温と純光合成速度との相関もきわめて低かったが，気温が29°Cあるいは葉温が31°Cを越えた場合には，純光合成速度が急低下する傾向が認められた。湿度及び気孔伝導度と純光合成速度との間にはきわめて高い正の相関が，そして蒸散速度と純光合成速度との間にはそれらよりもやや低い正の相関が認められた。

ブドウ「ナイヤガラ」における結果は，第４図に示すとおりであった。気温及び葉温と純光合成速度との間にはやや低い負の相関が認められ，とくに気温が29°Cあるいは葉温が30°Cを越えた場合には，純光合成速度が急低下する傾向が認められた。湿度及び気孔伝導度と純光合成速度との間には高い正の相関が，そして蒸散速度と純光合成速度との間にはそれらよりもやや低い正の相関が認められた。

葉内 CO_2 濃度と純光合成速度との間には，４品種とも，相関はほとんど認められなかった（データ省略）。

葉肉伝導度と純光合成速度との間には，４品種とも，かなり高い正の相関が認められた。相関係数は，「ふじ」では0.737***，「幸水」では0.700***，「大久保」では0.759***，「ナイヤガラ」では0.723***であった。

水利用効率と純光合成速度との間には，「ふじ」では正の相関（γ＝0.560***）が認められたが，他の３品種では相関は低かった。そして，気温と水利用効率との間には，第５図に示すように４品種とも，高い負の相関が認められた。

光量及び気温がほぼ好適であると思われる条件下で測定した，18品種の純光合成速度，蒸散速度，気孔伝導度及び水利用効率は，第１表に示すとおりであった。純光合成速度の種類別の順位は，ほぼリンゴ，セイヨウナシ，ニホンナシ，モモ，ブドウの順であった。ちなみ
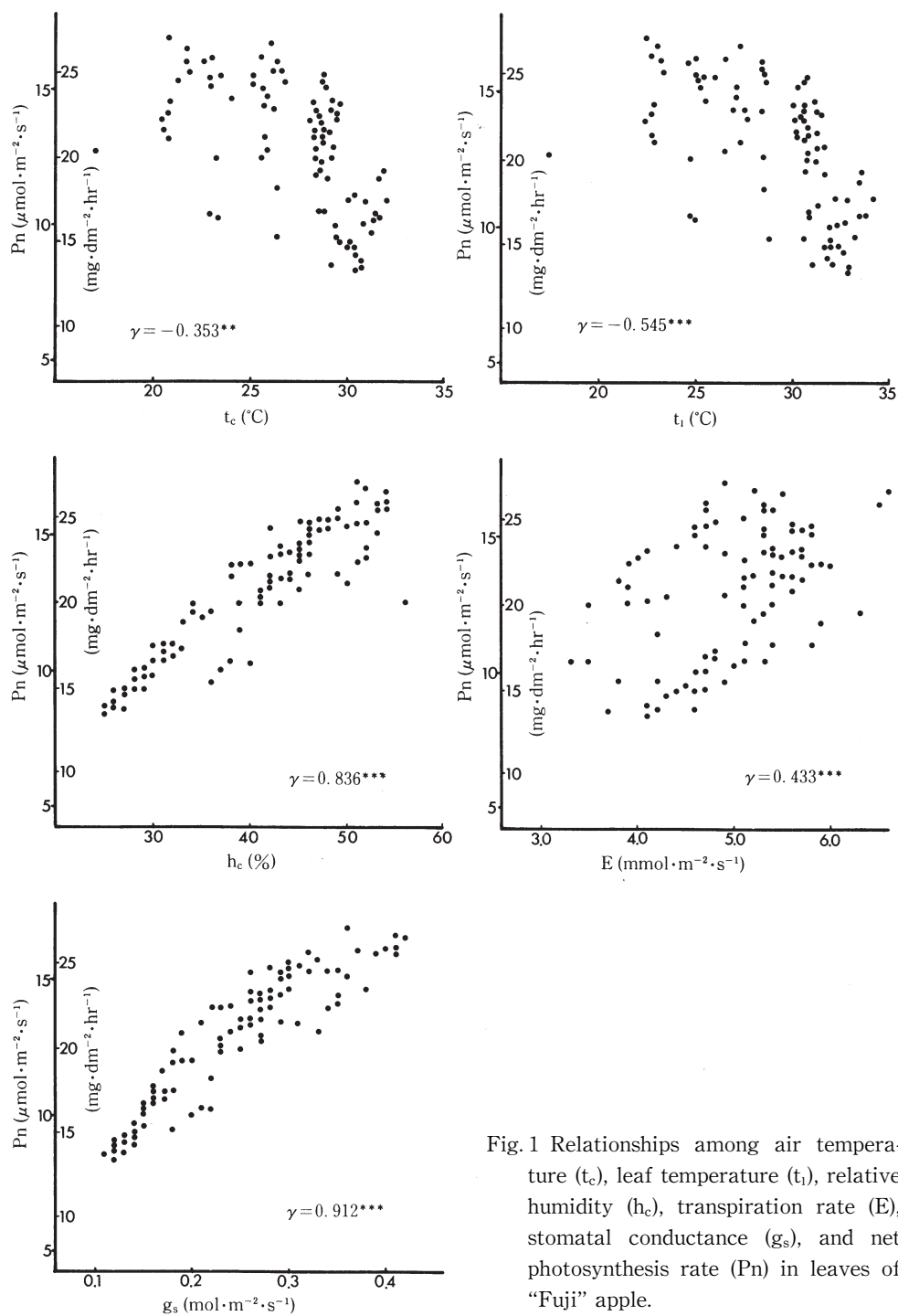
Fig. 1 Relationships among air temperature (t_c), leaf temperature (t_l), relative humidity (h_c), transpiration rate (E), stomatal conductance (g_s), and net photosynthesis rate (Pn) in leaves of "Fuji" apple.
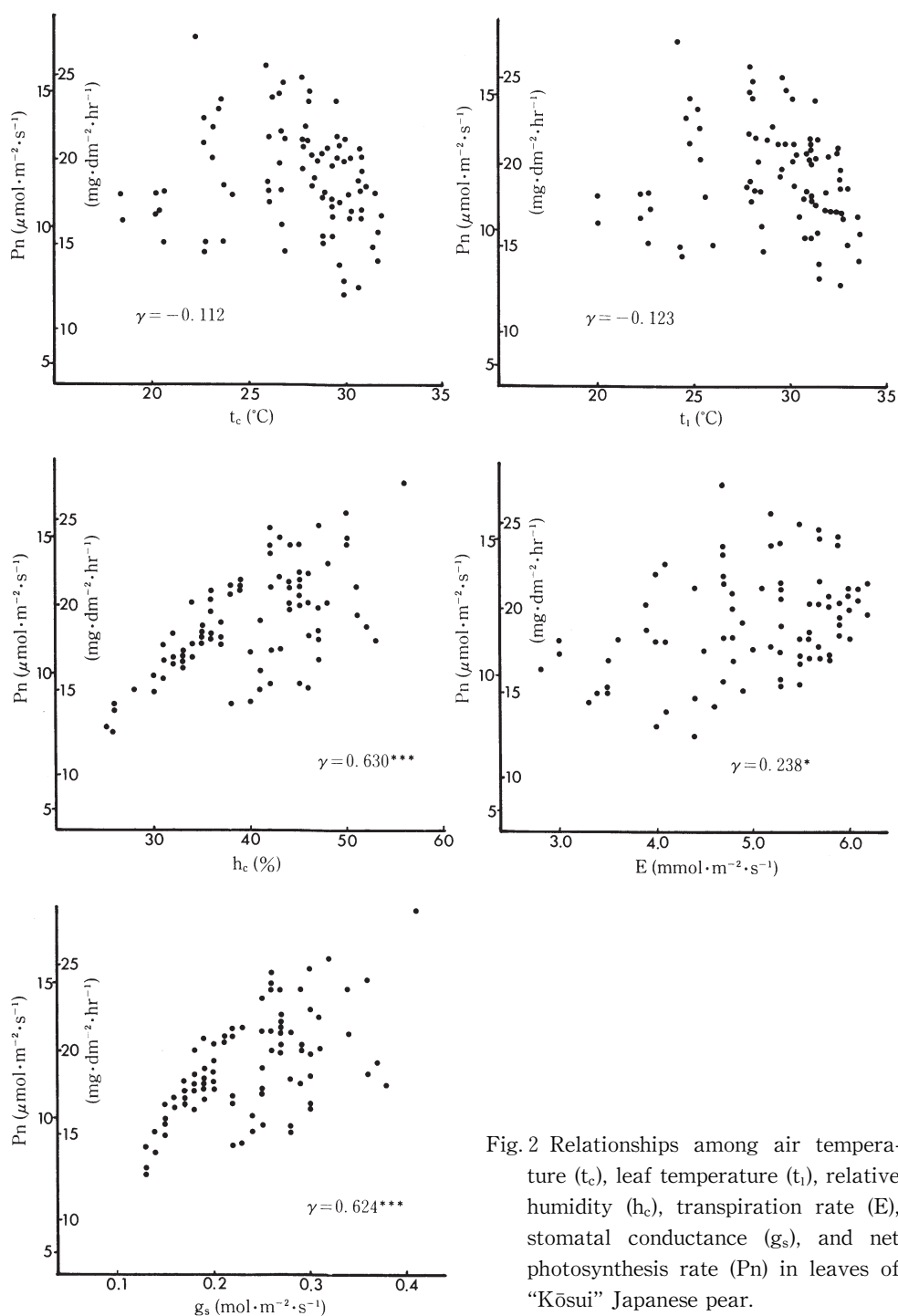
Fig. 2 Relationships among air temperature (t_c), leaf temperature (t_l), relative humidity (h_c), transpiration rate (E), stomatal conductance (g_s), and net photosynthesis rate (Pn) in leaves of "Kōsui" Japanese pear.
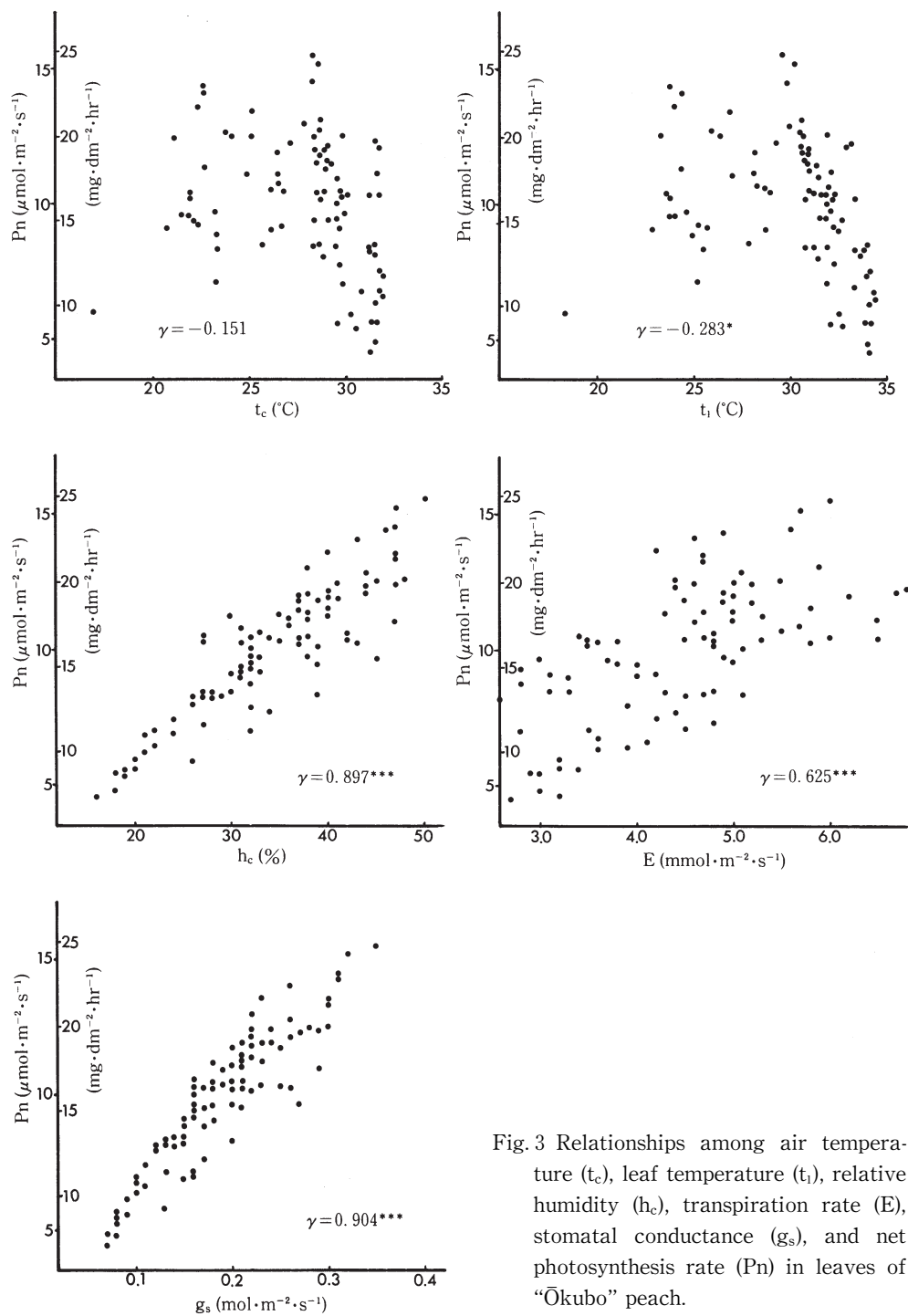
Fig. 3 Relationships among air temperature (t_c), leaf temperature (t_l), relative humidity (h_c), transpiration rate (E), stomatal conductance (g_s), and net photosynthesis rate (Pn) in leaves of "Ōkubo" peach.
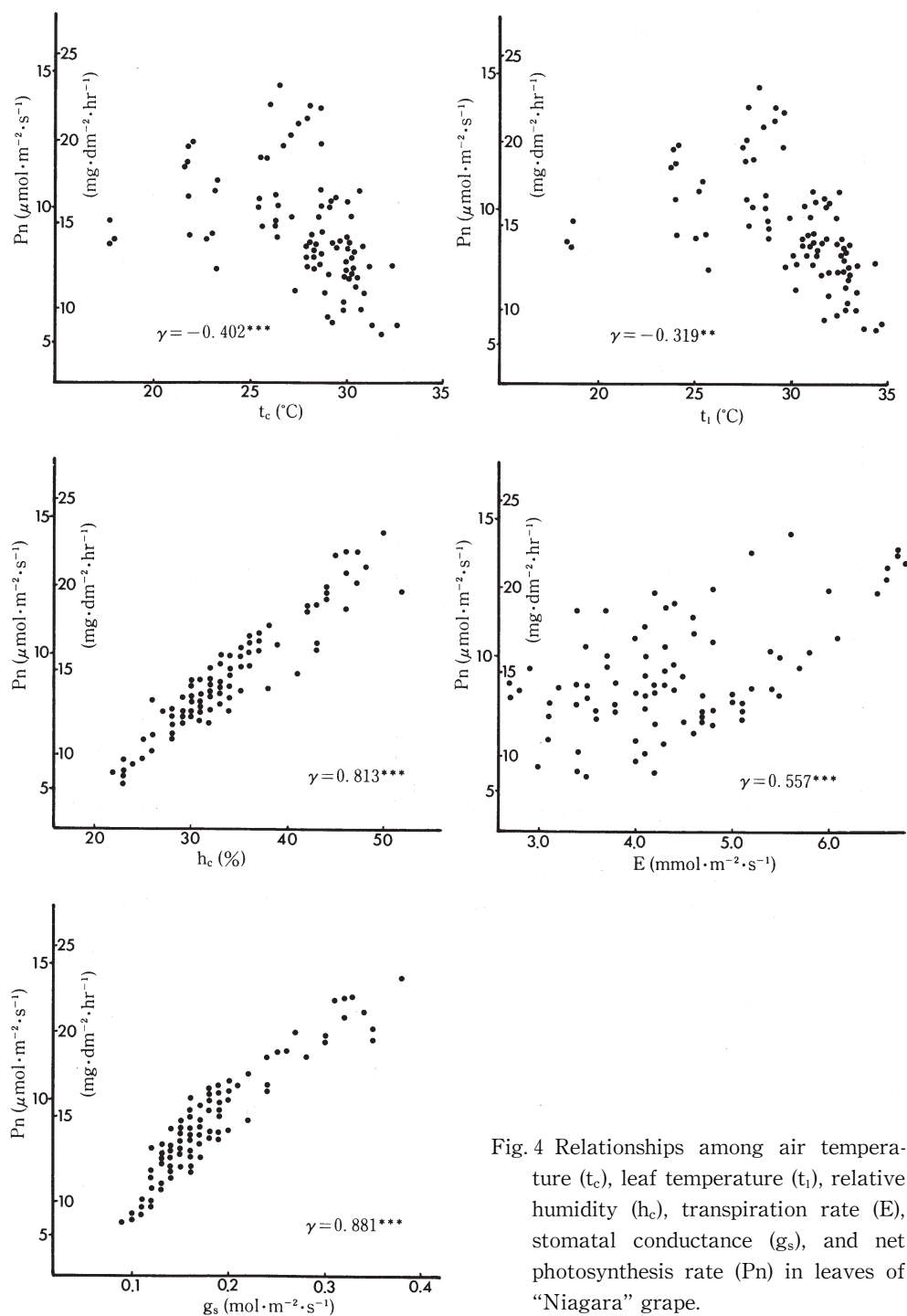
Fig. 4 Relationships among air temperature (t_c), leaf temperature (t_l), relative humidity (h_c), transpiration rate (E), stomatal conductance (g_s), and net photosynthesis rate (Pn) in leaves of "Niagara" grape.
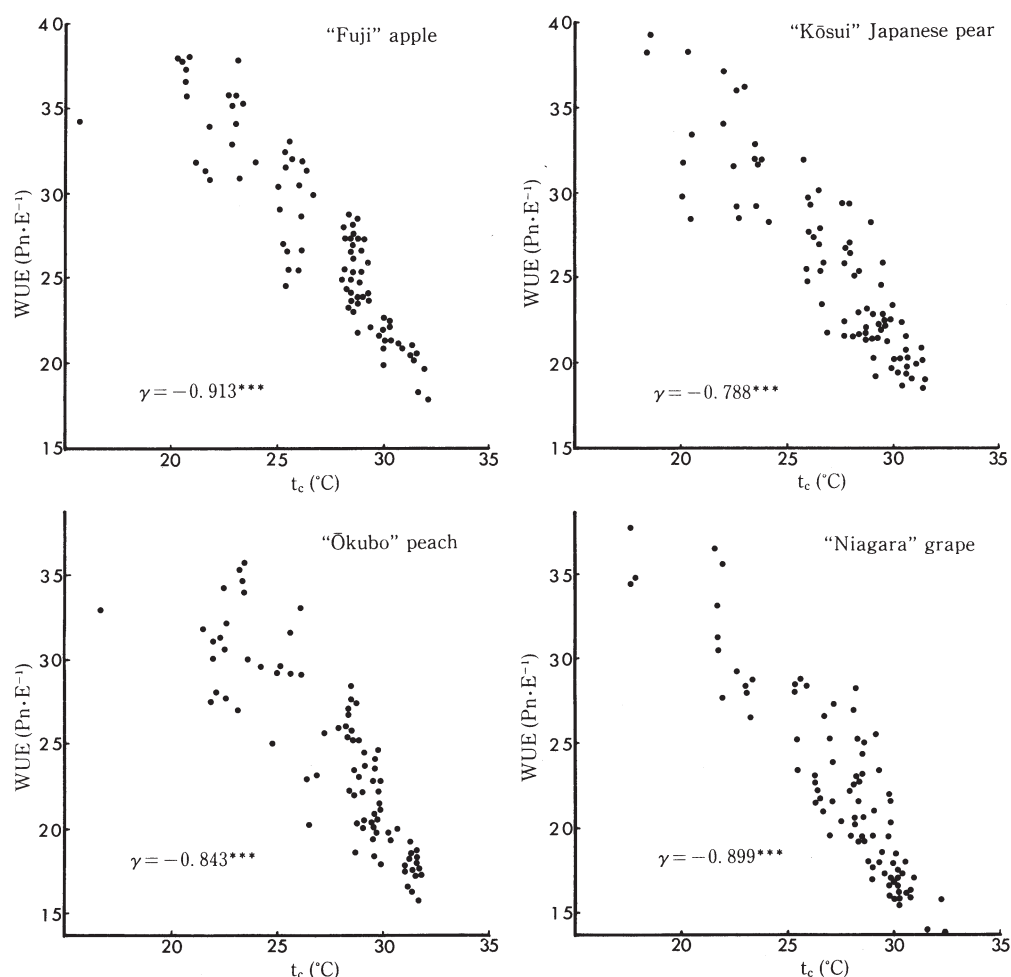
Fig. 5 Relationship between air temperature (t_c), and water use efficiency (WUE, $Pn \cdot E^{-1}$) in leaves of "Fuji" apple, "Kōsui" Japanese pear, "Ōkubo" peach and "Niagara" grape.

に，純光合成速度の高かったリンゴの「つがる」及び「ふじ」における最高純光合成速度は，それぞれ19.2 μmol・m^{-2}・s^{-1}（30.4 mg・dm^{-2}・hr^{-1}）及び 19.0 μmol・m^{-2}・s^{-1}（30.1 mg・dm^{-2}・hr^{-1}）であった。蒸散速度及び気孔伝導度は，ブドウがほかに比べてやや低かったが有意差はなかった。水利用効率は，モモがやや低かったが有意差はなかった。なお，モモは，リンゴ，ニホンナシ及びセイヨウナシに比べて，蒸散速度及び気孔伝導度の標準偏差がやや大きかった。

考　　察

葉の純光合成速度には適温が存在するのがふつうであるから，気温と純光合成速度との相

Table 1. Net photosynthesis rate (Pn), transpiration rate (E), stomatal conductance (g_s), and water use efficiency (WUE, $Pn \cdot E^{-1}$) in leaves of apple, Japanese pear, pear, peach and grape at moderate conditions.*

Cultivars	Pn ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	E ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	g_s ($mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	WUE ($Pn \cdot E^{-1}$) ($\mu mol \cdot mmol^{-1}$)
Apples				
Tsugaru	16.7±0.96	6.8±0.73	0.40±0.048	2.46±0.29
Jonathan	16.0±0.90	6.6±0.72	0.37±0.036	2.41±0.21
Starking Delicious	15.5±0.68	6.8±0.62	0.35±0.027	2.28±0.18
Golden Delicious	16.2±0.75	7.1±0.51	0.43±0.039	2.28±0.15
Mutsu	16.3±0.66	7.0±0.48	0.39±0.050	2.33±0.19
Fuji	16.6±0.82	7.0±0.76	0.41±0.043	2.37±0.30
Japanese pears				
Shinsui	15.3±0.74	6.9±0.79	0.36±0.037	2.22±0.31
Kōsui	15.1±0.60	6.5±0.74	0.33±0.051	2.32±0.39
Nijisseiki	15.4±0.47	6.6±0.68	0.35±0.030	2.33±0.26
Hōsui	14.8±0.48	6.7±0.48	0.32±0.028	2.21±0.21
Pears				
Starkrimson	16.4±0.82	7.2±0.39	0.39±0.043	2.28±0.18
Bartlett	16.4±0.93	7.1±0.51	0.38±0.049	2.31±0.22
Red Bartlett	15.9±0.58	6.9±0.32	0.36±0.042	2.30±0.25
Conference	15.0±0.75	6.9±0.31	0.35±0.026	2.17±0.17
Peaches				
Hakuhō	14.8±0.65	6.8±0.98	0.35±0.082	2.18±0.32
Ōkubo	15.0±0.72	6.9±0.95	0.34±0.075	2.17±0.30
Grapes				
Niagara	14.3±0.65	6.2±0.79	0.31±0.063	2.30±0.41
Kyohō	13.7±0.58	6.0±0.82	0.30±0.061	2.28±0.48

* Photon flux density above 1,500 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ and air temperature in the leaf chamber of 25 to 29°C.

関係数が低いのは当然であろう。これまでの報告によると，落葉果樹の純光合成適温はほぼ20～30°Cとされている[1,11,15,20,24]。本報告の結果から4品種の純光合成速度の適温を推定してみると，「ふじ」は20～29°C，「幸水」，「大久保」及び「ナイヤガラ」は22～29°Cと思われ，これまでの報告とほぼ一致している。気温が約30°Cを越えると純光合成速度が急低下することも，これまでに多く報告されている[1,9,11,15,20,24]。高温下では，葉の表面境界層の水ポテンシャル格差が増大して蒸散が促進され，葉の水ストレスに対する防衛反応として，気孔開度（気孔伝導度）が低下することと，また高温下では，呼吸量の増大，葉肉伝導度の低下などが起こるために純光合成速度が低下すると思われる[8,9,10,11,25]。

気孔伝導度と純光合成速度との間に密接な関係があることは，これまでにも多く報告されている[4,15,22,23,26]。ただし，気孔伝導度が高すぎると逆に純光合成速度が低下する場合がある

ことも報告されている[9]。

本報告で用いた測定装置では，乾燥空気を同化箱内に送り込み，それが気孔伝導度に強い影響を与えないように，短時間のうちに測定を完了するように配慮されている[21]。したがって，同化箱内の湿度は葉の蒸散量によって支配され，湿度が高いということは気孔伝導度が高いということとほぼ同意義であり，湿度と純光合成速度との間に高い正の相関が認められたのも当然であろう。

蒸散速度と純光合成速度との間に正の相関が認められたのも，気孔伝導度と関連しているためだと思われる。蒸散速度と純光合成速度との相関係数が，気孔伝導度及び湿度と純光合成速度との相関係数よりも低かったのは，蒸散速度には温度がより強く関係しているためであろう。

リンゴ，ニホンナシ，セイヨウナシ，モモ及びブドウの最大純光合成速度をこれまでの報告から求めてみると，大部分が20～30 mg・dm^{-2}・hr^{-1}（約13～19 μmol・m^{-2}・s^{-1}）の範囲内にある[2,3,5,6,7,12,27]。本報告における18品種の測定結果もほぼこの範囲に入っている。しかし Avery は，リンゴの最大純光合成速度はかなり高く，35 mg・dm^{-2}・hr^{-1}（22 μmol・m^{-2}・s^{-1}）以上であろうと推論している[2]。種類・品種間の最大純光合成速度を比較する場合には，環境条件，葉の生理的状態，測定方法などを厳密に照合する必要があろう。

本報告では，ブドウ「巨峰」の純光合成速度がほかに比べてやや低かった。これは，「巨峰」樹の一部がビニールで被覆されていて，その部分の土壌湿度が低く，葉の水ポテンシャルを低下させていたためかも知れない。再検討する必要があろう。

モモは，リンゴ，ニホンナシ及びセイヨウナシに比べて，蒸散速度及び気孔伝導度の変異が大きかった。測定中においても，気温のわずかな高低に応じて蒸散速度及び気孔伝導度がかなり大きく変化することが観察された。おそらく，水ポテンシャルの変化にともなう気孔の開閉反応がより鋭敏なためではないかと思われる[13]。

水利用効率に関する報告は，まだそれほど多くない。DeJong は，アーモンド，モモ，スモモ，オウトウ及びアンズのうちで，アーモンドは，純光合成速度が最も高いが蒸散速度も高いために，水利用効率は他の4種よりも低いと報告している[5]。また，Bongi らは，オリーブは，純光合成速度はリンゴの1／3程度であるが蒸散速度が低いために，水利用効率はリンゴよりも高いと報告している[4]。

水利用効率が気温の上昇にともなって低下したのは，気温の上昇にともなって，蒸散速度が上昇し，光合成速度は反対に低下傾向にあったためであろう。しかし水利用効率は気温の上昇にともなって常に低下するとはかぎらない。Moon らは，ブルーベリーにおいて，気温が20°Cから30°Cに上昇した場合の水利用効率は，ハイブッシュ種では低下したが，耐暑性の強い V. darrowi 種では上昇したと報告している[18]。種類，品種間の水利用効率の相違については，今後さらに検討を重ねる必要がある。

引　用　文　献

1）天野勝司・日野　昭・大東　宏・倉岡唯行．1972．果樹の光合成作用に関する研究．（第1報）環境条件が光合成速度に及ぼす影響．園学雑．41：144～150．

2)　Avery, D. J. 1977. Maximum photosynthetic rate—a case in apple. New Phytol. 78：56-63.
3)　Barden, J. A. 1978. Apple leaves, their morphology and photosynthetic potential. HortScience 13：644-646.
4)　Bongi, G., M. Mencuccini, and G. Fontanazza. 1987. Photosynthesis of olive leaves : Effect of flux density, leaf age, temperature, peltates, and H_2O vapor pressure deficit on gas exchange. Jour. Amer. Soc. Hort. Sci. 112：143-148.
5)　DeJong, T. M. 1983. CO_2 assimilation characteristics of five Prunus species. Jour. Amer.Soc. Hort. Sci. 108：303-307.
6)　本条　均・鴨田福也・朝倉利員．1983．気象環境とニホンナシの光合成・蒸散．(第１報）ニホンナシの光合成特性．園学昭58秋発要：122〜123．
7)　────・────・────．1989．ガラス室栽培ブドウ‘巨峰’の光合成特性．果樹試報Ａ．16：65〜81．
8)　石井竜一．1976．物質生産の基礎としての光合成．村田吉男編．作物の光合成と生態．pp. 45〜96，農文協．
9)　川満芳信・縣　和一．1987．水稲個葉の光合成速度，蒸散速度及び気孔伝導度における品種間差異．日作紀．56：563〜570．
10)　Khairi, M. A. and A. E. Hall. 1976. Temperature and humidity effect on net photosynthesis and transpiration of citrus. Physiol. Plant. 36：29-34.
11)　Kriedmann, P. E. 1968. Photosynthesis in vine leaves as a function of light intensity, temperature and leaf age. Vitis 7：213-220.
12)　────　1971. Crop energetics and horticulture. HortScience 6：432-438.
13)　熊代克巳・佐藤幸雄・建石繁明．1975．ナシの葉やけに関する研究（第３報）葉やけ抵抗性と切断葉の乾燥抵抗性との関係．園学雑．42：305〜309．
14)　────・塚原卓郎・阪本祐一．1990．携帯型装置による果樹葉の光合成及び蒸散速度の測定．信大農紀要．26：63〜78．
15)　Lakso, A. N. and E. J. Seeley. 1978. Environmentally induced responses of apple tree photosynthesis. HortScience 13：646-650.
16)　Long, S. P. 2nd J-E. Hallgren. 1985. Measurement of CO_2 assimilation by plants in the field and the laboratory. In Coombs, J. et al. (eds.) Techniques in bioproductivity and photosynthesis. 2nd ed. pp. 62-94, Pergamon Press.
17)　Moon, J. W. Jr. and J. A. Flore. 1986. A basic computer program for calculation of photosynthesis, stomatal conductance and related parameters in an open gas exchange system. Photosynthesis Res. 7：269-279.
18)　────, ────, and J. F. Hancock, Jr. 1987. A comparison of carbon and water vapor gas exchange characteristics between a diploid and highbush blueberry. Jour. Amer. Soc. Hort. Sci. 112：134-138.
19)　Proctor, J. T. A., R. T. Watson, and J. J. Landsberg. 1976. The carbon budget of a young apple tree. Jour. Amer. Soc. Hort. Sci. 101：579-582.
20)　Seeley, E. J. and R. K. Kammereck. 1977. Carbon flux in apple trees : The effects of temperature and light intensity on photosynthetic rates. Jour. Amer. Soc. Hort. Sci. 102：731

-733.
21) 島津製作所航空機器事業部．1985．ADC 携帯型光合成・蒸散測定装置取扱説明書，及び光合成・蒸散測定法．(株)島津製作所．
22) Swietlik, D., R. F. Korcak, and M. Faust. 1983. Stomatal and nonstomatal inhibition of photosynthesis in water-stressed apple seedlings. Jour. Amer. Soc. Hort. Sci. 108：54-58.
23) Tan, C. S. and B. R. Buttery. 1986. Photosynthesis, stomatal conductance and leaf water potential in response to temperature and light in peach. HortScience 21：1180-1182.
24) Watson, R. L., J. J. Landsburg, and M. R. Thorpe. 1978. Photosynthetic characteristics of leaves of "Golden Delicious" apple trees. Plant Cell Env. 1：51-58.
25) West, D. W. and D. F. Gaff. 1976. The effect of leaf water potential, leaf temperature, and light intensity on leaf diffusion resistance and the transpiration of leaves of Malus sylvestris. Physiol. Plant. 38：98-104.
26) Wong, S. C., I. R. Cowan, and G. D. Farquhar. 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. Nature 282：424-426.
27) 山本隆義・渡部俊三．1982．葉の水ストレス及び葉やけが‘バートレット’葉の光合成に及ぼす影響．園学雑．51：19～28．